Über die Reduktionsteilung in den Zygoten von Spirogyra und über die Bedeutung der Synapsis

---

Habilitationsschrift

der hohen naturwissenschaftlich-mathematischen Fakultät
der Albert-Ludwigs-Universität zu Freiburg im Breisgau
zur Erlangung der Venia legendi

vorgelegt von

Dr. phil. Arthur Tröndle
aus Aarau

Mit 1 Tafel und 20 Textfiguren

Jena
Verlag von Gustav Fischer
1911

(Abdruck aus der Zeitschrift für Botanik, 3. Jahrgang, Heft 9)

Über die Reduktionsteilung in den Zygoten von Spirogyra und über die Bedeutung der Synapsis

---

Habilitationsschrift

der hohen naturwissenschaftlich-mathematischen Fakultät
der Albert-Ludwigs-Universität zu Freiburg im Breisgau
zur Erlangung der Venia legendi

ACAD. LUGD. BAT. BIBL.

vorgelegt von

Dr. phil. Arthur Tröndle

aus Aarau

Mit 1 Tafel und 20 Textfiguren

Jena
Verlag von Gustav Fischer
1911

Inhaltsübersicht.

Seite

Einleitung 593

I. Material und Untersuchungsmethode 598

II. Die Reduktionsteilung 600

1. Spirogyra calospora 600
2. Spirogyra longata 604
3. Spirogyra neglecta 608
4. Allgemeines 609

III. Die Synapsis 614

Figurenerklärung 617

Literaturverzeichnis 618

Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41545315_0091

Über die Reduktionsteilung in den Zygoten von Spirogyra und über die Bedeutung der Synapsis.

Von

Arthur Tröndle.

Mit Tafel 5 und 20 Textfiguren.

Einleitung.

Die Frage, ob in den Zygoten von Spirogyra eine Reduktionsteilung vorkommt, ist bekanntlich noch immer umstritten.

Schon zu einer Zeit, wo man sich auf botanischem Gebiet noch nicht mit der Chromosomenreduktion beschäftigte, hat Chmielewsky angegeben, daß in den Zygoten von Spirogyra Mitosen und Vierkernstadien vorkommen.

Über Spirogyra crassa, die am eingehendsten untersucht wurde, sagt Chmielewsky[1]: »Reiches Material dieser Art fand ich in der Nähe Kharkiefs in einem kleinen See, der mit dem Flusse Donetz in Verbindung steht. Die am 28. August gesammelten Fäden der Spirogyra crassa zeigten kaum den Anfang der Konjugation, das am 4. September gesammelte und fixierte Material hatte dagegen schon Zygoten von brauner Farbe mit gut entwickelten Membranen und gleichzeitig waren alle jüngeren Entwicklungsstufen vorhanden«. »In jungen, eben gebildeten Zygoten nähern sich beide Kerne der männlichen und weiblichen Zellen; derartige im Zustande der Annäherung befindliche Kerne kann man in allen Zygoten finden, während der Entwicklung ihrer Membranen, wobei die Kerne sich etwas vergrößern. Das Hauptmerkmal der Kerne in diesem Stadium ist die Abwesenheit der Kernmembran. Beide Kerne befinden

[1]) Zitiert nach der deutschen Übersetzung von Apotheker E. Rosenberg in Basel.

sich in diesem Stadium im zentralen Plasma, welches an den Plasmafäden hängt. In den Zygoten von brauner Farbe, welche, wie gesagt, sämtliche Membranen schon haben, vereinigen sich beide Kerne und der vereinigte Kern beginnt sich karyokinetisch zu teilen. Derartige karyokinetische Vorgänge habe ich oft beobachten können« . . . »Jeder der zwei durch Teilung entstandenen Kerne teilt sich wiederum karyokinetisch in zwei. Als Resultat erhält man schließlich in der Zygote 4 Kerne. Eine derartige zweite Kernteilung in den Zygoten von Spirogyra ist eine ganz normale Erscheinung. Diese Überzeugung gewann ich auf Grund meiner Präparate, welche ganze Serien von Zygoten mit zwei und vier Kernen enthalten. Von den vier durch solche erneute Teilung entstandenen Kernen nähern sich zwei bis zur Berührung. Diese zwei sich berührenden Kerne nenne ich die sekundären, zum Unterschied von den primären Kernen der jungen Zygoten, welche sich ebenfalls bis zum Berührungspunkt genähert haben. Die beiden anderen Kerne beginnen auf geradem Wege durch Verschnürung sich zu teilen, ihre Kernkörperchen vermehren sich hierbei, wahrscheinlich durch freie Bildung«. ». . . schließlich verschwinden die sich fragmentierenden Kerne völlig. In einigen Zygoten beobachtet man neben den zwei sekundären sich berührenden Kernen in einiger Entfernung von letzteren kernkörperähnliche Gebilde, ungefähr 7—9 Stück. In weiter vorgeschrittenen Stadien und auch in ganz frühen Stadien mit zwei primären Kernen gelang es mir nicht, diese Gebilde zu beobachten. Ebenfalls sah ich sie nicht in Stadien mit 4 und 2 Kernen, wenn die Kerne sich noch in einer gewissen Entfernung voneinander befinden. Auch während der Kernteilung waren diese Gebilde nicht zu finden. Ihr zeitweiliges Vorhandensein in den Zygoten, ferner ihre Ähnlichkeit in der Größe und in der Form mit den Kernkörperchen der sich fragmentierenden Kerne, ihre Fähigkeit sich ebenso intensiv zu färben, z. B. mit essigsaurem Karmin, alles das zwingt mich zur Annahme, daß diese Gebilde nichts anderes vorstellen als die Kernkörperchen der verschwindenden Kerne. Man muß annehmen, daß in der Folge diese kernkörperähnlichen Gebilde völlig verschwinden und mit ihnen zusammen auch die letzten Überbleibsel der sich fragmentierenden Kerne.

Zugunsten meiner Voraussetzung spricht der Umstand, daß in den mit zwei sich berührenden Kernen versehenen Zygoten häufiger weder sich fragmentierende Kerne noch kernkörperähnliche Gebilde zu sein pflegen. Die sich berührenden sekundären Kerne unterscheiden sich von den sich ebenfalls berührenden primären genügend, um stets erkennen zu lassen, mit welcher Art von Kernen man es zu tun hat. Die primären Kerne der jungen Zygoten sind ohne Membran, während beide sekundären genäherten Kerne deutlicher hervortretende Membranen zeigen«. »Außerdem färben sich die sekundären Kerne weit schwächer als die primären«. »Die im Oktober, darauf im November und im folgenden März fixierten Zygoten haben je einen sehr großen Kern mit deutlicher Kernmembran, großem Kernkörperchen und schwach entwickelter Chromatinsubstanz«.

Das sind die bei Chmielewsky sich findenden Angaben über Spirogyra crassa.

Auch bei Sp. longata fand er Mitosen. Was aus den 4 Kernen wird, die daraus hervorgehen, konnte Chmielewsky nicht feststellen. Er äußert sich über diesen Punkt folgendermaßen: »Es ist schwer zu sagen, was weiter mit diesen 4 Kernen vor sich geht. In meinen Präparaten z. B. kam es vor, daß in einigen Zygoten die 4 Kerne paarweise genähert sind, in anderen Zygoten sieht man zwei Kerne mit schwankender Zahl der Kernkörperchen, z. B. einen Kern mit zwei, einen anderen mit 3. Man sieht auch Zygoten mit einem Kern und 2 Kernkörperchen und gut entwickelter Kernmembran und schließlich Zygoten mit einem großen Kern und einem Kernkörperchen«.

Weder bei dieser noch bei der vorigen, ebenso bei einigen anderen nur flüchtig untersuchten Arten stellte Chmielewsky wirklich fest, daß zwei der vier Kerne wieder miteinander verschmelzen, während die zwei anderen zugrunde gehen. Er bildet sich aber trotzdem die folgenden theoretischen Anschauungen, die er in einem Schema (Chmielewsky. S. 56) veranschaulicht und das er so erläutert: »Die sich berührenden Kerne (primäre) verschmelzen zu einem Kern. Dieser letztere beginnt sich zu teilen und es entstehen zwei Kerne. Diese beiden teilen sich ihrerseits zu 4 Kernen; von diesen zerfallen

die Kerne r, s (Richtungskerne), die Kerne c und b werden zu geschlechtlichen, nähern sich und verschmelzen schließlich«. »Bei den Arten von Spirogyra sehen wir daher, daß die Befruchtung quasi zweimal sich vollzieht, erstens bei der Verschmelzung der primären Kerne und zweitens bei Verschmelzung der sekundären. Die Vermischung der Kernelemente des mütterlichen und väterlichen Organismus vollzieht sich bei Verschmelzung der primären Kerne. Diese Verschmelzung müßte man für eine geschlechtliche halten, wenn nicht gleich nachher eine Vermehrung des verschmolzenen Kernes beginnen würde zwecks Hervorbringung zweier wieder verschmelzender sekundärer Kerne und zweier Richtungskerne. Die sekundären Kerne muß man gemäß einiger Hypothesen hauptsächlich für geschlechtlich halten, da ihre Entstehung durch Bildung von Richtungskörpern begleitet wird. Kurz und gut, in den Zygoten von Spirogyra stoßen wir auf Erscheinungen, welche unsere Vorstellungen von der Befruchtung verwirren. Und in der Tat, welche von den Kernverschmelzungen muß man für die geschlechtliche halten, die erste oder die zweite«? . . .

Über die Zahl der Chromosomen, die in den Mitosen auftreten, findet sich bei Chmielewsky nur die eine Angabe, daß er bei Spirogyra longata im Stadium der Kernplatte 4 Segmente zählte.

In einer früheren Untersuchung bin ich auch auf die Kernverhältnisse in den Spirogyra-Zygoten näher eingegangen, konnte aber bei Sp. communis, bei der ich eine sehr große Anzahl Zygoten untersuchte, weder Mitosen noch Vierkernstadien finden (Tröndle. S. 201 und 202). Bei Sp. neglecta, deren Keimung ich verfolgte, fand ich vor und nach der Bildung des Keimlings immer nur einen großen Kern. Auf Grund meiner Beobachtungen kam ich zur Ansicht, daß Mitosen und Vierkernstadien im Sinne Chmielewskys in den Zygoten nicht vorkommen, eine Anschauung, die, wie aus den folgenden Untersuchungen hervorgehen wird, jetzt als unrichtig zu verlassen ist. Es wird sich später auch zeigen, auf was für Gründe mein früherer Mißerfolg vermutlich zurückzuführen ist, nämlich auf verschiedenes Verhalten verschiedener Arten, eine Möglichkeit, auf die ich schon früher hingewiesen habe (Tröndle. S. 204).

Bald darauf teilte G. Karsten mit, daß es ihm gelungen sei, bei Sp. jugalis in den Zygoten Mitosen und Vierkernstadien zu finden und zwar erst vor der Keimung. Die Alge hatte sich im Herbst in Kulturgefäßen entwickelt, die im Sommer mit Schlammproben beschickt worden waren. Im Oktober begann die Kopulation und im November und Dezember bereits die Keimung. Nur das Material, in dem schon einige Zygoten gekeimt hatten, ergab ein positives Resultat.

Die Teilung des Verschmelzungskerns wird dadurch eingeleitet, daß seine scharfe Grenze gegen das Plasma verschwindet, wobei der Nukleolus auseinander quillt und eine mehr rundliche oder eine lang ausgezogene Form annimmt. Hierauf tritt eine tief eingreifende Umlagerung und Zerlegung der Nukleolarmassen ein, wodurch die Chromosomen mehr und mehr herausgebildet werden. Karsten vergleicht diesen Zustand dem Synapsisstadium der höheren Pflanzen. Er vermutet, daß nach der Häufigkeit und Verschiedenartigkeit der Bilder dieses Stadium ziemlich lange Zeit in Anspruch nimmt. Im folgenden Stadium, das er auffinden konnte, lagen inmitten des feinkörnig dichten Nukleolus 14 Vierergruppen. »Demnach sind 28 kurze, dicke Chromosomen herausdifferenziert, sie haben sich paarweise zusammengelegt und eine weitere (Längs)- Spaltung erlitten« (S. 7).

Da Karsten in den Gametenkernen vor der Verschmelzung 14 winzig kleine stärker tingierbare Gebilde fand, die er als Chromosomen ansieht, so schließt er: »Da ihrer 14 (nämlich Vierergruppen) vorliegen, also 14 Doppelchromosomen in das Anfangsstadium der heterotypischen Teilung eintreten, ist die im Nukleolus der ruhenden Kerne vor ihrer Verschmelzung zum Zygotenkern gefundene Zahl von Chromosomen vollauf bestätigt. Die haploïde Generation zählt 14, die diploïde 28 Chromosomen«.

Das Auseinanderweichen der Doppelchromosomen scheint sich sehr langsam zu vollziehen, wobei die Spindel sich erheblich streckt und schließlich den ganzen Zellraum durchquert. Nur der Abschluß dieser Teilung konnte weiter noch beobachtet werden.

Die beiden Tochterkerne teilen sich nochmals, wobei im Querschnitt in der Kernplatte 14 einfache Chromosomen zu

sehen waren. Ebenso fand Karsten auch die vier resultierenden Einzelkerne, die in ihrer Struktur von den übrigen Kernen abwichen. Sie enthielten nämlich keinen Nukleolus, sondern zahlreiche kleine, zerstreute, stärker gefärbte Körnchen. Weiter teilt Karsten über ihr Verhalten das folgende mit: »Über ihr weiteres Schicksal konnte ich dem bisher vorliegenden Material nichts entnehmen und muß die Schilderung der Wiederherstellung des einkernigen Zustandes, der ja nach allen bisherigen Beobachtern kurz vor der Keimung noch herrschen soll, sowie die Darstellung dieses Vorganges selbst einer zweiten Mitteilung überlassen«.

Mit diesen Untersuchungen bestätigte Karsten die Angaben von Chmielewsky über das Vorkommen der Mitosen und des Vierkernstadiums und erweiterte sie zugleich dahin, daß durch die zweimalige Mitose die Chromosomenzahl reduziert wird. Das Schicksal der 4 Kerne aufzuklären, gelang ihm aber auch nicht.

Ich nahm mir deshalb vor, die Spirogyra-Zygoten einer erneuten Untersuchung zu unterziehen, einmal um zu sehen, inwieweit sich die Karstenschen Befunde verallgemeinern lassen, andererseits um womöglich das Schicksal der 4 Kerne klarzustellen.

Um für die Untersuchung günstiges Material in der nötigen Menge zu erlangen, begab ich mich nach Freiburg i. Br., dessen Umgebung sehr reich an Konjugaten ist und wo mir Herr Prof. Oltmanns in liebenswürdiger Weise einen Arbeitsplatz in seinem Institut zur Verfügung stellte, wofür ich ihm auch an dieser Stelle meinen besten Dank ausspreche.

I. Material und Untersuchungsmethode.

Im folgenden sollen die untersuchten Spezies von Spirogyra etwas näher charakterisiert werden, da bekanntlich die Arten dieser Gattung sehr oft mit keiner der vorhandenen Diagnosen wirklich übereinstimmen.

Spirogyra calospora Cleve fand ich im Weiher des botanischen Gartens in Freiburg i. Br. Mitte April 1910. Die Querwände sind gefaltet. Ein, bisweilen zwei Chromatophoren mit $4\,^1/_2$—9 Windungen. Die Länge der Zellen betrug 100—200 μ, ihre Breite 33—35 μ. Weibliche Zellen nicht, oder kaum

merklich angeschwollen. Die Zygoten haben eine Länge von 60—120 μ und eine Breite von 37—42 μ. Die Mittelhaut ist getüpfelt. Mit diesen Angaben stimmt relativ gut die Diagnose für Sp. calospora Cleve (Petit S. 11 und Taf. II, Fig. 11, 12 und 13; de Toni S. 773.)

Als die Alge am 14. April ins Zimmer gebracht wurde, waren schon ziemlich viele junge Zygoten entstanden. Bis zum 22. April war in den meisten Zygoten die dicke Mittelhaut fertig gebildet und im Zellinnern war reichlich Öl vorhanden. An Glyzerinpräparaten ließ sich erkennen, daß das männliche Band fast überall schon soweit zerstört war, daß nur noch einzelne Klumpen vorhanden waren. Das weibliche, wurstförmige, schön dunkelgrüne Band hatte sich über die ganze Länge der Zygoten ausgedehnt. Die Befunde stimmten völlig mit dem überein, was von früher her über diese Erscheinung bei anderen Arten bekannt ist (Chmielewsky, Tröndle).

Die jungen Zygoten liegen den Längswänden der weiblichen Zellen ringsum fest an. Ihre Form wird bedingt durch den Platz, den die weibliche Zelle bietet, ganz ähnlich wie das bei Spirogyra neglecta der Fall ist (Tröndle. S. 190).

Eine weitere Art, Sp. longata (Vauch.) Kützg., stammte aus St. Georgen. Sie wurde am 28. April kopulierend ins Laboratorium gebracht, wo die Kopulation ungestört weiterging. Die Querwände dieser Art sind ungefaltet. Die Zellen besitzen ein Chromatophor mit Mittelrippe und 2—5 Windungen. Länge der Zellen 50 bis gegen 200 μ, Breite 35—38,5 μ. Weibliche Zellen nicht angeschwollen. Die Zygoten nehmen die Breite der weiblichen Zellen völlig ein und sind an den Enden abgerundet. Ihre Breite beträgt 33—37,5 μ, die Länge 42—57 μ. Mittelhaut glatt, rötlichbraun.

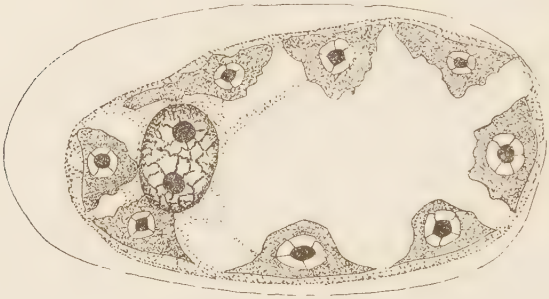
Diese Form stimmt recht gut überein mit Sp. longata (Vauch.) Kützg. (Petit S. 20 und Taf. V, Fig. 4 und 5.)

Weiter wurde untersucht Sp. neglecta (Hassall) Kützg. Querwände ungefaltet. 3 Chromatophoren mit Mittelnerv, 1—$2\,^1/_2$ Windungen. Länge der Zellen 80—120 μ, Breite 44—50 μ. Weibliche Zellen nicht oder kaum angeschwollen. Die Zygoten sind 80—100 μ lang und 48 μ breit, die Mittelhaut ist glatt. Diese Form ist etwa 10—15 μ dünner als der Typus, stimmt

aber im übrigen ganz gut damit überein (Petit S. 26, Taf. IX, Fig. 1—5 und Taf. VIII, Fig. 4—7; de Toni S. 750).

Fixiert wurde mit Jodalkohol, mit einer Ausnahme, wo vom Rath II 1 : 10 H_2O zur Anwendung kam, und zwar immer nachts zwischen $11^1/_2$ und $12^1/_2$. Hierauf wurde das Material längere Zeit mit absolutem Alkohol ausgewaschen, bis das Jod völlig entfernt war, da sonst die Färbbarkeit leidet.

Die Färbung geschah nach der Eisenhämatoxylinmethode. Da die Zygoten nicht sehr dick waren, so ergaben Ganzfärbungen sehr gute Resultate und auch feinere Details waren sehr klar, so daß auf Mikrotomschnitte verzichtet werden konnte. Um das Eindringen des Farbstoffes zu ermöglichen, wurden die Zygoten nach der schon früher befolgten Methodik auf dem Objektträger leicht gequetscht, bis in der dicken Mittelhaut ein Riß entstand. Ganzfärbungen hatten ferner den Vorteil, daß die Zahl der in einer Zygote vorhandenen Mitosen sich leicht mit völliger Sicherheit feststellen ließ.



Textfig. 1. 22. April, $11^1/_2$ nachts. Alte Zygote mit brauner Haut. Die beiden Sexualkerne sind in einen verschmolzen. Die Nukleolen sind noch getrennt.

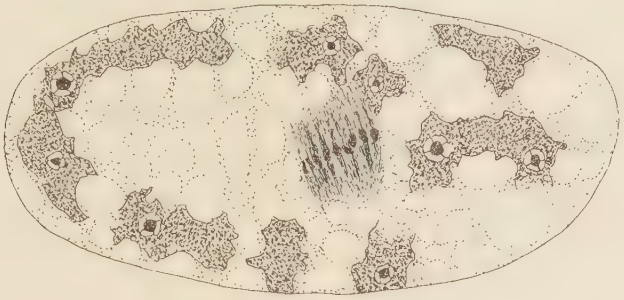
Nach diesen Vorbemerkungen soll auf das Verhalten der einzelnen Arten während der Reduktion der Chromosomen eingegangen werden.

II. Die Reduktionsteilung.

1. Spirogyra calospora.

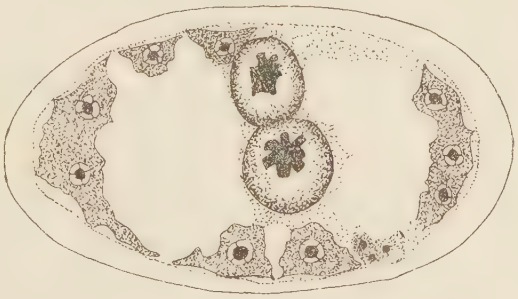
In den jungen Zygoten legen sich die beiden Sexualkerne, wie das schon mehrfach beschrieben wurde, eng aneinander, ohne zu verschmelzen. Dies tritt erst ein in den älteren Zygoten, wo die braune Mittelhaut schon gebildet ist. Der Verschmelzungskern ist sehr groß und häufig sieht man die beiden Nukleolen noch getrennt (Textfig. 1). Er tritt gleich in Teilung, ohne

eine Ruhezeit durchzumachen (Textfig. 2). Diese erste Mitose ist sehr breit und in der Seitenansicht konnte ich mit Sicherheit 8—9 Chromosomen zählen, die das Hämatoxylin intensiv festhalten und bei entsprechender Differenzierung sich sehr scharf



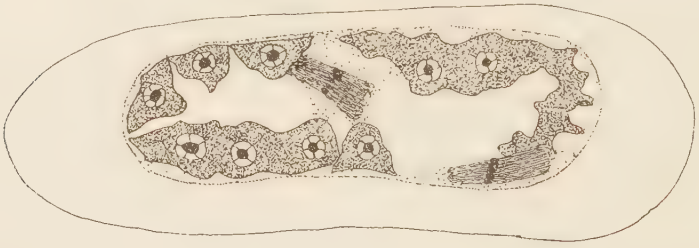
Textfig. 2. 22. April, 12 nachts. Fix. v. Rath II. Zygote mit dicker Haut. Mitose des Verschmelzungskerns. Etwa 18 Chromosomen, bloß die obern 9 gezeichnet.

abheben. Nur die oben liegende Reihe von Chromosomen konnte gezählt werden, da aber darunter eine mindestens ebenso große Reihe liegt, so beträgt die Chromosomenzahl etwa 16—18. Im weiteren Verlauf der Mitose werden die Chromosomen geteilt, so daß jeder Tochterkern deren 16—18 erhält. Die zwei Tochterkerne teilen sich bald wieder. Textfigur 3 stellt diese Kerne dar in einem Stadium, das sowohl dem Ende der ersten, als auch dem Beginn der zweiten Teilung entsprechen kann. Man sieht, wie die Nukleolen unregelmäßig aufgelockert sind, was leicht verständlich ist, da bei Spirogyra, wie aus den bisherigen Untersuchungen nun überzeugend hervorgehen dürfte, die Chromosomen aus dem Nukleolus entstehen. Jeder der beiden Tochterkerne bildet eine ziemlich schmale Spindel, in deren Längsansicht 4—5 Chromosomen sichtbar sind (Textfig. 4



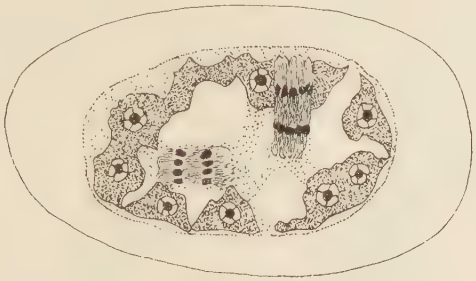
Textfig. 3. 22. April, $11^1/_2$ nachts. Alte Zygote mit brauner Haut. Die 2 aus dem Verschmelzungskern entstandenen Kerne. Die Nukleolen sind aufgelockert.

und 5). Die Gesamtzahl der Chromosomen in diesen Mitosen beträgt also, da unter der oberen Reihe eine annähernd gleich große zweite Reihe liegt, etwa 8—10. Ganz genau war die Zahl nicht bestimmbar, doch ergab sich mit völliger Sicherheit, daß sie im zweiten Teilungsschritt nur halb so groß ist, wie im ersten. Es findet also in der Zygote eine Reduktion der Chromosomenzahl statt. 9 ist die haploïde, 18 die diploïde Zahl. Im zweiten Teilungsschritt erhält jeder der 4 entstehenden Kerne die haploïde Chromosomenzahl (Textfig. 5). Die Spindeln werden manchmal außergewöhnlich lang, wie in Textfig. 6, wobei dann auch die Chromosomen sich seitlich berühren und ein kontinuierliches mehr oder weniger deutlich gekerbtes Band bilden. Das Resultat dieser Teilungen sind 4 völlig normal gebaute Tochterkerne (Textfig. 7).

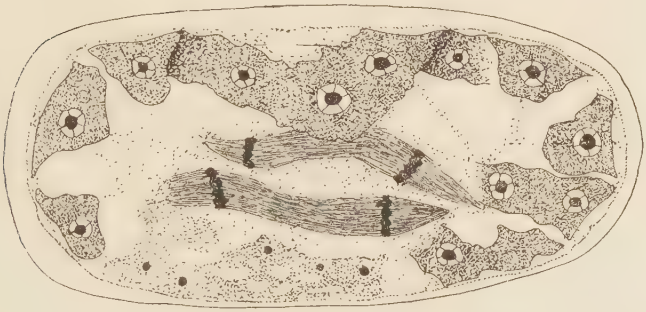


Textfig. 4. 26. April, $12^1/_2$ nachts. Alte Zygote mit dicker Wand. Zweiter Teilungsschritt. Es sind etwa 9 Chromosomen vorhanden. In der einen Mitose sind die 5 obern gezeichnet, in der andern sind sie seitlich so dicht aneinander gelegt, daß ihre Zahl nicht bestimmbar ist.

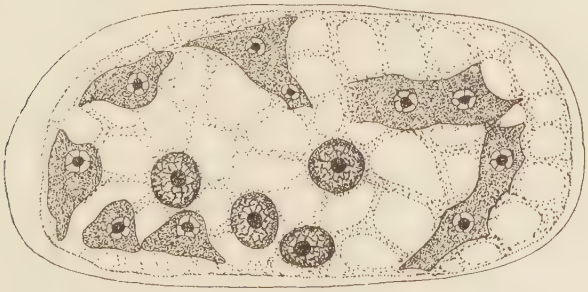
Da nun von allen bisherigen Untersuchern übereinstimmend angegeben wird, daß in der gekeimten Zygote der verschiedensten Arten immer nur ein einziger Kern vorhanden ist, so war es natürlich von Interesse, das weitere Verhalten der 4 Kerne festzustellen. Ich fand ein Stadium, das ich als Zwischenstufe zwischen dem 4- und dem 1-Kernstadium auffasse und das in Textfig. 8 abgebildet ist. Man sieht hier einen großen Kern und daneben 3 kleinere kernartige Körperchen. Die Nukleolen dieser 3 kleinen Gebilde waren genau und ebenso intensiv blauschwarz gefärbt, wie der Nukleolus des großen Kerns, während die Pyrenoïde eine nur ganz schattenhaft graue Farbe aufwiesen. Außer diesen 3 Körperchen lagen in der ganzen Zygote keine



Textfig. 5. 26. April, $12^1/_2$ nachts. Alte Zygote. Die Chromosomen haben sich geteilt und sind auf dem Wege zu den Polen.

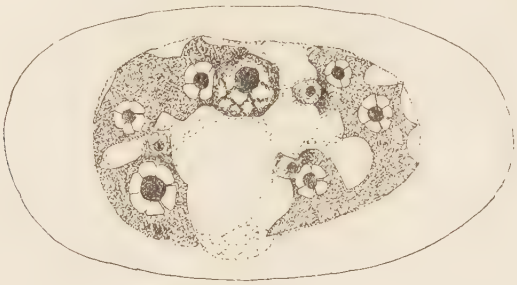


Textfig. 6. 22. April, $11^1/_2$ nachts. Alte Zygote. Zwei Mitosen mit langen gebogenen Spindeln. Die Chromosomen sind nicht deutlich voneinander getrennt.



Textfig. 7. 20. April, 12 nachts. Alte Zygote. Die aus dem 2. Teilungsschritt hervorgehenden haploïden Kerne sind fertig gebildet.

Gebilde ähnlicher Art, so daß wir wohl annehmen dürfen, daß wir es mit 3 zerfallenden Kernen zu tun haben. Der Übergang vom Vierkern- in das Einkernstadium geht also so vor sich,



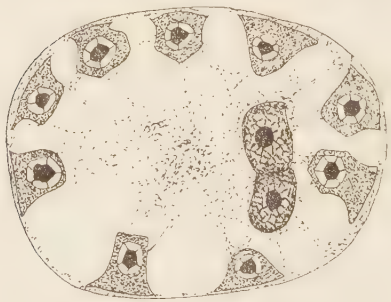
Textfig. 8. 26. April, $12^1/_2$ nachts. Alte Zygote. 1 großer Kern, daneben 3 keinere kernartige Gebilde.

daß einer der 4 Kerne anschwillt, und zum definitiven Zygotenkern wird, während die 3 anderen zugrunde gehen.

Eine Verschmelzung von zwei Kernen im Vierkernstadium, wie Chmielewsky annimmt, habe ich nie beobachtet.

2. Spirogyra longata.

Die jungen Zygoten zeigen das bekannte Bild der zwei aneinanderliegenden, abgeplatteten Sexualkerne (Textfig. 9).



Textfig. 9. 10. Mai, $11^1/_2$ nachts. Junge Zygote mit dünner Haut. Die beiden Sexualkerne liegen abgeplattet aneinander.

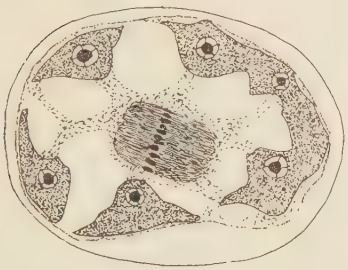
Textfig. 10. 10. Mai, $11^1/_2$ nachts. Zygote mit dicker Haut. Die beiden Sexualkerne sind miteinander verschmolzen.

In den alten Zygoten trifft man vielfach die Verschmelzung der Gametenkerne. In Textfig. 10 ist ein solches Stadium abgebildet, wo in dem länglichen Verschmelzungskern die beiden Nukleolen noch getrennt sind. Später nähern sie sich und ver-

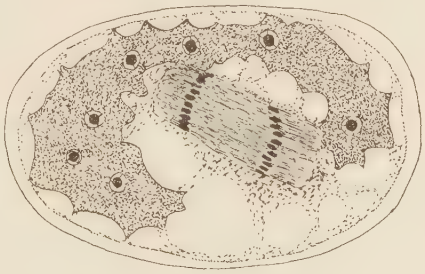
schmelzen schließlich, womit die Kopulation erst eigentlich vollendet ist.

Der Verschmelzungskern teilt sich sogleich. In der Seitenansicht dieser Mitose liegen in einer Reihe 9—14 Chromosomen (Textfig. 12 und Fig. 1, Tafel V). Alle Mitosen waren immer in Seitenansicht. Um ihre Zahl bestimmen zu können, zählte ich in einer Anzahl Zygoten, wo die Chromosomen deutlich und scharf voneinander geschieden waren, ihre obere Reihe, in der allein sichere Zählungen ausgeführt werden konnten und fand die folgenden Zahlen: 9, 9—10, 10, 10, ca. 10, ca. 10, 10, 10, 10—11, 11, ca. 12, 14, im Mittel also 10—11. In der Annahme, daß in der unteren Reihe ebensoviel liegen, wie in der oberen, berechnet sich daraus eine Gesamtzahl von 20—22. Im weiteren Verlauf der Mitose werden die Chromosomen geteilt, so daß jeder Tochterkern ebenfalls deren 20—22 erhält. In Textfig. 13 ist dieses Auseinanderweichen der Chromosomen

Textfig. 11. Verschmelzungskern mit Nukleolenverschmelzung.



Textfig. 12. 10. Mai, $11^1/_2$ nachts. Alte Zygote. Teilung des Verschmelzungskerns. Etwa 24 Chromosomen, wovon bloß die obere Reihe gezeichnet ist.



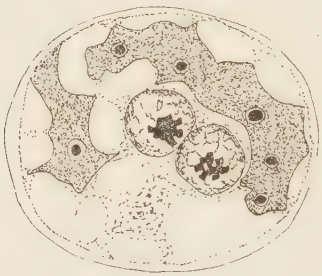
Textfig. 13. 10. Mai, $11^1/_2$ nachts. Alte Zygote. Mitose des Verschmelzungskerns. Jeder Tochterkern erhält 20—22 Chromosomen. Es sind bloß die obern Reihen gezeichnet.

dargestellt. Es werden hierauf zwei Tochterkerne gebildet, die gewöhnlich nebeneinander liegen, aber ohne gegeneinander abgeplattet zu sein, wie die Gametenkerne in den jungen Zygoten. Vielfach sieht man ihre Nukleolen aufgelockert, in einzelne größere und kleinere Körner zerfallen, wie in Textfig. 14, ein Stadium, das sehr wahrscheinlich der beginnenden Teilung der

beiden Kerne entspricht. Im weiteren Verlauf der Entwicklung finden wir dann zwei Mitosen in der Zygote (Textfig. 15). Diese Mitosen wiesen in der Längsansicht 5—7 Chromosomen in einer Reihe auf (Taf. V, Fig. 2a und b). Ich habe ihre Zahl, wie bei der ersten Mitose in einer Anzahl günstiger Fälle in der oberen Reihe bestimmt und die folgenden Zahlen gefunden: 5, 5, 5, 5, 6, 6—7, 7, 7, ca. 7, ca. 7. Daraus berechnet sich eine Gesamtzahl von 10—12.

Es verhält sich also Spirogyra longata darin gleich wie Sp. calospora, daß im 2. Teilungsschritt eine bloß halb so große Chromosomenzahl auftritt wie im ersten.

Die zweiten Mitosen verlaufen normal weiter. Die Chromosomen werden geteilt und jeder der 4 Tochterkerne erhält die



Textfig. 14. 10. Mai, $11^1/_2$ nachts. Alte Zygote. Die aus dem Verschmelzungskern entstandenen 2 Kerne. Ihre Nukleolen sind körnig aufgelockert, wohl schon Prophase der folgenden Teilung.

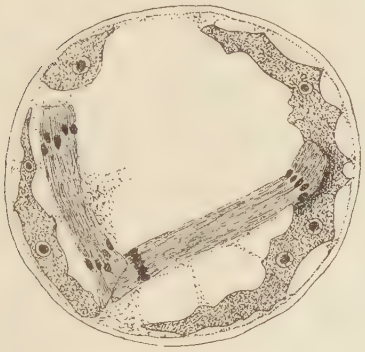
Textfig. 15. 10. Mai, $11^1/_2$ nachts. Alte Zygote. Zweiter Teilungsschritt. Etwa 10—12 Chromosomen. Nur die obern gezeichnet.

haploïde Zahl. Die Spindeln sind in diesem Stadium manchmal sehr lang und reichen beinahe durch die ganze Zygote (Textfig. 16). Manchmal habe ich den Eindruck gehabt, daß die Chromosomen im 2. Teilungsschritt dicker waren als im ersten, doch kann ich darüber nichts Sicheres behaupten, denn die Gebilde sind zu klein, um daran sichere Messungen ausführen zu können.

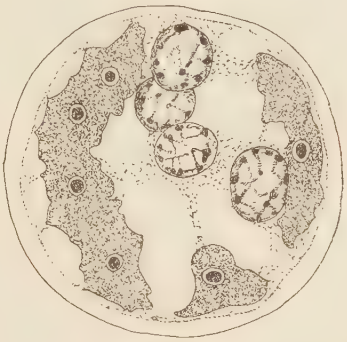
Die vier Tochterkerne weisen zuerst eine abweichende Struktur auf. Es ist noch kein zentraler Nukleolus vorhanden, sondern das Chromatin ist in einzelnen größeren oder kleineren Klumpen darin verteilt, die sich tiefschwarz färben und durch

zarte, schwache Stränge miteinander verbunden sind (Textfig. 17).

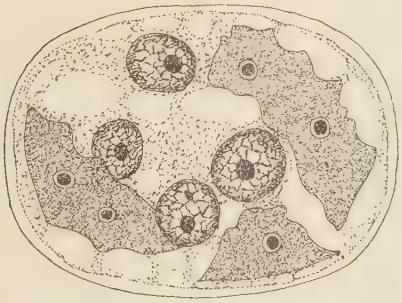
Später nehmen die Kerne normale Struktur an (Textfig. 18). Ein Größenunterschied zwischen den einzelnen Kernen ist in



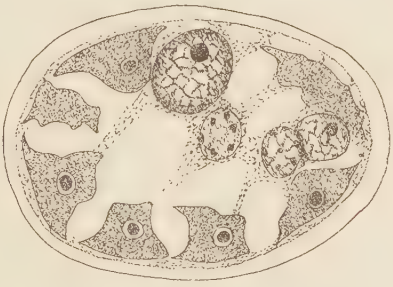
Textfig. 16. 10. Mai, $11^1/_2$ nachts. Alte Zygote. Die 2 Teilungen sind weitergeschritten. Sehr lange Spindeln. Jeder Tochterkern erhält die haploïde Zahl von Chromosomen.



Textfig. 17. 13. Mai, $11^1/_2$ nachts. Alte Zygote. Die 4 haploïden Kerne haben die normale Struktur noch nicht angenommen.



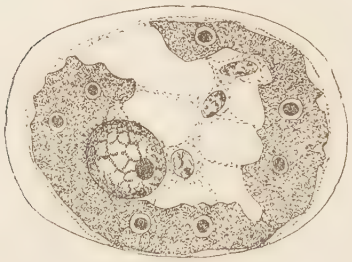
Textfig. 18. 13. Mai, $11^1/_2$ nachts. Alte Zygote. Die 4 haploïden Kerne sind völlig normal ausgebildet.



Textfig. 19. 20. Mai, $11^1/_2$ nachts. Alte Zygote. 1 großer und 3 kleinere zerfallende Kerne.

diesem Stadium nicht deutlich. Auch das weitere Verhalten dieser 4 Kerne konnte ich feststellen. In Textfig. 19 ist eine Zygote dargestellt, die einen großen und 3 kleinere Kerne enthält. Der eine dieser letzteren hat noch normalen Bau, die zwei anderen aber enthalten an Stelle des Nukleolus eine An-

zahl nukleolenartig gefärbter Klümpchen. Der dem großen Kern benachbarte dieser 2 kleinen Kerne schien weiter degeneriert zu sein, als der andere, denn er war viel blasser gefärbt.



Textfig. 20. 20. Mai, $11^1/_2$ nachts. Alte Zygote. 1 großer und 3 kleine zerfallende Kerne. Der Zerfall weiter vorgeschritten als in Fig. 19.

Ein Bild wie in Textfig. 20 dürfte das Endstadium der Zygotenreifung darstellen. Neben einem großen Kern lagen hier 3 kleine längliche Körperchen von kernartigem Aussehen mit intensiv gefärbten Pünktchen. Andere Gebilde ähnlicher Art waren in der Zygote nicht vorhanden. Wir werden deßhalb kaum fehlgehen, wenn wir diese drei Körperchen als die letzten Reste der 3 degenerierten Kerne betrachten. Damit ist die Reifung der Zygote vollendet und das Einkernstadium erreicht.

3. Spyrogyra neglecta.

Während die beiden vorigen Arten völlig miteinander übereinstimmen, verhält sich die vorliegende Form in verschiedener Hinsicht anders.

In den aneinanderliegenden Gametenkernen der jungen Zygoten findet man meistens den Nukleolus in einzelne unregelmäßige Klumpen verschiedener Größe zerfallen. Im Verschmelzungskern kann man oft die beiden Nukleolargruppen noch deutlich unterscheiden (Taf. V, Fig. 3).

Von Interesse sind nun aber besonders die Teilungen. Es sind nämlich im ersten Teilungsschritt nicht, wie bei den vorigen zwei Arten, doppelt so viel einzeln liegende Chromosomen vorhanden, wie bei der zweiten Teilung, sondern es ließ sich feststellen, daß bei der ersten Mitose des Verschmelzungskerns 12 Gruppen auftreten, die aus je 4 Einzelchromosomen bestehen. Wir haben hier also die Erscheinung der Vierergruppen, die vielfach für die heterotypische Teilung tierischer Objekte als typisch angegeben wird. In Fig. 4, Taf. V ist ein solches Stadium genau abgebildet. Die Vierergruppen liegen in einem Ring rings um die abgestutzte Spindel. In

einem späteren Stadium finden wir je 12 dicke ungeteilte Chromosomen auf der Wanderung nach den Polen begriffen. (Fig. 5 und Fig. 6, Taf. V, wo bloß die in der oberen Reihe liegenden 6, resp. 5 Chromosomen gezeichnet sind.)

Aus diesen Angaben ist zu entnehmen, daß die Vierergruppen so auf die beiden Pole verteilt werden, daß je zwei Einzelchromosomen nach oben und je zwei nach unten gelangen und daß die zwei zusammenliegenden Einzelchromosomen auf ihrer Wanderung nach den Polen in eines sich vereinigen.

Die zwei Tochterkerne, die aus dieser ersten Mitose hervorgehen, teilen sich von neuem. Dabei entstehen aber keine Vierergruppen, sondern es treten 12 einfache Chromosomen auf, die geteilt werden, so daß jeder Tochterkern ebenfalls je 12 erhält (Fig. 7, 8 und 9, Taf. V, bloß die oberen Reihen der Chromosomen sind gezeichnet). Ob die Chromosomen längs oder quer gespalten werden, ist bei ihrer Kürze schwer zu entscheiden. Bilder wie in Fig. 7, Taf. V würden allerdings zugunsten der letzteren Ansicht sprechen.

So sehen wir also, daß die beiden Teilungen in den Zygoten von Spirogyra neglecta der hetero- und der homöotypischen Teilung entsprechen, daß also eine Chromosomenreduktion vorliegt.

Die 4 haploïden Tochterkerne habe ich ebenfalls aufgefunden, doch konnte ich ihr weiteres Schicksal nicht feststellen, da das Material nicht ausreichte. Ich glaube aber, daß wir nach den Erfahrungen an den zwei vorigen Arten nicht fehlgehen, wenn wir annehmen, daß 3 Kerne zugrunde gehen und nur einer zum definitiven Zygotenkern wird.

4. Allgemeines.

Die untersuchten Spirogyren verhalten sich hinsichtlich der Art der Reduktionsteilung nicht gleich. Es lassen sich vielmehr zwei Typen unterscheiden, deren einer vertreten wird durch Sp. neglecta und deren anderer vorliegt bei Sp. calospora und Sp. longata.

Bei diesen beiden letzteren tritt bei der ersten Teilung die doppelte Zahl von Chromosomen auf und jeder der beiden Tochterkerne erhält dieselbe Zahl. Bei der darauf folgenden Teilung wird aber bloß die haploïde Zahl gebildet. Diese Art der Reduktion weicht von dem sonst für die Pflanzen fest-

gestellten Modus ab, da überall, wo die Reduktionsteilung bis jetzt untersucht ist, schon in der ersten Teilung der Sporenmutterzellen die haploïde Chromosomenzahl auftritt.

Anders verhält sich Sp. neglecta. Es erscheinen zwar hier auch in der 1. Mitose doppelt so viel Chromosomen, aber sie sind zu Paaren angeordnet, deren Glieder auf der Wanderung nach den Polen sich zu je einem Chromosom vereinigen. Dadurch, daß die Chromosomenpaare eine Teilung erleiden, entstehen typische Vierergruppen, die dem Grégoireschen Typus der tétrades-bâtonnets angehören. Auch bei Sp. jugalis hat Karsten bei der 1. Teilung in der Zygote Tetraden gefunden. Er nimmt an (S. 7), daß die diploïde Zahl der Chromosomen gebildet wurde, daß die Chromosomen sich paarweise zusammenlegten und eine weitere »(Längs)-Spaltung« erlitten.

Der calospora- und der neglecta-Typus stehen sich nun aber nicht so schroff gegenüber, daß eine Ableitung des einen aus dem anderen nicht leicht denkbar wäre. In beiden Fällen wird im ersten Teilungsschritt die diploïde Zahl von Chromosomen gebildet. Während aber bei neglecta die Chromosomen paarweise beieinander liegen, kann eine solche Anordnung bei calospora und longata nicht nachgewiesen werden. Wir werden deshalb geneigt sein, diesen letzteren Typus als den ursprünglichen zu betrachten und die bei jugalis und neglecta vorliegenden Verhältnisse als seine Weiterentwicklung ansehen. Vom neglecta-Typus als Zwischenstufe, wo die Chromosomen jedes Paares auf den Wegen zu den Polen sich vereinigen, würde man dann zu den Verhältnissen gelangen, wie sie bei den höheren Pflanzen vorliegen, bei denen die haploïde Chromosomenzahl schon im Anfang der 1. Teilung der Sporenmutterzelle auftritt.

Zeitlich scheint die Reduktionsteilung im Entwicklungsgang der Zygoten an verschiedenen Stellen liegen zu können. Karsten fand sie in der von ihm untersuchten Spirogyra jugalis nur in dem Material, das schon einzelne Keimlinge hervorgebracht hatte. Daraus wird man schließen müssen, daß bei dieser Art die zur Reduktion führenden Kernteilungen erst vor der Keimung auftreten. Bei den im vorstehenden untersuchten Arten (neglecta, calospora, longata) erfolgt die Chromo-

somenreduktion bald nach der Kopulation während der Reifung der Zygoten. Das gleiche ist nach Chmielewskys Angaben anzunehmen für Sp. crassa.

Wir werden somit kaum fehlgehen, wenn wir für Spirogyra zwei Typen annehmen, einen ursprünglicheren, bei dem die Reduktion erst vor der Keimung erfolgt und einen abgeleiteten, bei dem sie schon früher während der Reifung der Zygote, unmittelbar nach der Kernverschmelzung, auftritt.

Damit könnte vielleicht auch mein früherer Mißerfolg erklärt werden. Damals konnte ich bei Sp. communis während der Reifung der Zygoten keine Mitosen finden. Die Keimung untersuchte ich nicht bei dieser Art, da mir das nötige Material fehlte, sondern bei Sp. neglecta und kombinierte dann, in der Annahme, daß alle Spirogyren sich gleich verhielten, die beiden negativen Befunde. Nach unseren jetzigen Kenntnissen und im Hinblick auf meine früheren Untersuchungen bin ich geneigt anzunehmen, daß bei Sp. communis die Reduktion erst vor der Keimung erfolgt, so daß ich also zwei verschiedene Typen miteinander verbunden hätte und dadurch zu dem falschen Schlusse kam, daß in den Zygoten von Spirogyra überhaupt keine Chromosomenreduktion stattfände.

Betrachten wir nun den Generationswechsel von Sp. noch etwas näher. Die haploïde Generation wird repräsentiert durch den Spirogyra-Faden, die diploïde durch die Zygote, also durch eine einzige Zelle. Dieser einzellige Sporophyt zeigt aber nicht mehr die ursprünglichen Verhältnisse, wir müssen ihn vielmehr als abgeleitet auffassen, wie aus dem folgenden hervorgehen wird.

Normalerweise ist die Reduktion der Chromosomen verknüpft mit der Teilung einer Mutterzelle in 4 Tochterzellen. Davon weicht Spirogyra dadurch ab, daß die Zellteilungen unterbleiben und nur die zur Reduktion führenden Mitosen noch vorhanden sind. Phylogenetisch muß sich Spirogyra herleiten von Formen, deren einzelliger Sporophyt, die Zygote, bei der Keimung vier Tochterindividuen bildet.

Einen gewissen Anhaltspunkt für die Richtigkeit dieser Anschauung können wir darin sehen, daß die Zygote der Mesotaenien, die als die primitivsten Konjugaten betrachtet werden, vier Keimlinge hervorbringt. Ob damit eine Reduktions-

teilung verknüpft ist, ist bis jetzt noch unbekannt, doch nach allen bisherigen Erfahrungen mit größter Wahrscheinlichkeit zu vermuten.

Betrachten wir den Sporophyten von Sp. als reduziert, so wäre auch das Vorhandensein von Übergangsformen zwischen dem ursprünglichen und dem jetzigen Typus zu fordern. Auch dafür bieten die Konjugaten Beispiele. Bekanntlich hat Klebahn (I) festgestellt, daß bei Closterium und Cosmarium vor der Keimung der Zygoten eine zweimalige Mitose eintritt, daß zwei von den daraus hervorgehenden Kernen degenerieren und daß von den 2 übrigen jede der 2 Keimpflanzen einen erhält. Daß damit eine Chromosomenreduktion verbunden ist, das ist wenigstens für Closterium fast so gut wie sicher. Vergleicht man bei Klebahn (I) auf Tafel XIII die Fig. 6 a, 6 b und 7 einerseits mit Fig. 9 andererseits, so ist klar zu sehen, daß im ersten Fall, wo nur eine Mitose vorhanden ist, die Chromosomenzahl gut doppelt so groß ist, wie im zweiten Fall, wo die Zygote zwei Mitosen enthält. Das, ebenso wie die Verschiedenheiten in der Spindelbreite, erinnert auffällig an die Verhältnisse bei Spirogyra calospora und longata, wo ja auch, wie oben ausgeführt wurde, die Chromosomenzahl im ersten Teilungsschritt doppelt so groß ist, wie im zweiten und wo die Spindeln der ersten Mitose die der folgenden an Breite ungefähr um das Doppelte überragen.

Auf Grund dieser Erörterungen scheint mir meine Auffassung richtig zu sein, daß der Sporophyt von Spirogyra reduziert ist. Er stellt eine einzelne Zelle vor, die direkt zur Sporenmutterzelle wird. Bei der Sporenbildung werden aber 3 von den Teilungsprodukten unterdrückt und nur eines gelangt zur Weiterentwicklung.

Diese Tatsache scheint mir interessant, weil sie uns auch bei sehr hoch entwickelten Sporophyten entgegentritt. Ich will bloß daran erinnern, daß bei den Hydropteriden die Makrosporangien nur eine Makrospore enthalten und daß von den Teilungsprodukten der Embryosackmutterzelle nur eines zur Weiterentwicklung gelangt und zum Embryosack wird.

Die Reduktion in der Sporenzahl ist also eine Erscheinung, die von der Höhe der vegetativen Differenzierung des Sporophyten unabhängig ist.

Bei Spirogyra ist aber die Reduktion noch etwas weiter gegangen als in den angeführten Beispielen höherer Pflanzen, wo die Sporenmutterzellen sich noch richtig in 4 Tochterzellen teilen. Bei Spyrogyra sind auch diese Zellteilungen unterdrückt und die Zygote ist nicht bloß Sporenmutterzelle, sondern wird, da auch ums Ganze keine neue Zellwand gebildet wird, direkt zur Spore. Sie ist deshalb bloß teilweise den Zygoten der Mesotaeniaceen und Desmidiaceen homolog. Diese sind Sporenmutterzellen, die in ihrem Innern die Sporen bilden, während die Spirogyrazygote Sporenmutterzelle und Spore zugleich ist.

Für die Unterdrückung der Zellteilung während oder nach der Reduktionsteilung ist Spirogyra nicht das einzige Beispiel. Etwas ähnliches findet sich bei den Fucaceen. Hier erfolgt die Chromosomenreduktion während den 2 ersten Teilungen in den Oogonien und Antheridien, ohne daß damit eine Zellteilung parallel ginge (Strasburger, Yamanouchi).

Die 3 ausgeschalteten Kerne werden bei Spirogyra nicht ausgestoßen, sondern gehen im Plasma zugrunde. Das gleiche Verhalten kommt nach Klebahn den Kleinkernen der Desmidiaceen zu. Aber auch in anderen Gruppen finden sich Analoga. So degenerieren nach Nienburg im Oogon von Sargassum die nicht zur Weiterentwicklung bestimmten Kerne im Plasma, während sie sonst bei den eineiigen Fucaceen ausgestoßen werden.

Es wäre nun noch aufmerksam zu machen, daß auch bei Diatomeen z. T. gleiche Erscheinungen vorkommen wie bei Spirogyra. Karsten (I) hat festgestellt, daß bei Surirella saxonica vor der Verschmelzung in jeder der zwei kopulierenden Zellen infolge zweimaliger Mitose 4 Kerne gebildet werden, von denen einer anfängt zu wachsen und groß wird, während die anderen an Volumen abnehmen und zugrunde gehen. Erst wenn diese Vorgänge beendigt sind, erfolgt die Kopulation. Ob bei diesen Teilungen eine Chromosomenreduktion eintritt, ist nicht festgestellt, aber höchst wahrscheinlich, nicht nur im Hinblick auf die Analogie mit Spirogyra, sondern auch, wenn man an die Untersuchungen Klebahns an Rhabdonema gibba denkt. Hier werden ebenfalls in jeder Zelle vor der Kopulation 4 Kerne gebildet, 2 große und 2 kleine. Jede Zelle bildet

hierauf zwei Gameten, die je einen Groß- und einen Kleinkern erhalten. Bei den Mitosen konnte Klebahn feststellen, daß jeder der 4 Kerne 4 Chromosomen erhält. Anderseits gelang es ihm, in der Mitose einer vegetativen Zelle in der Polansicht 5—6 Chromosomen festzustellen. Er vermutet aber, daß diese Zahl zu niedrig gegriffen sei und daß zweifelsohne noch andere verdeckte Chromosomen vorhanden waren. Wenn nun auch diese Beobachtungen Klebahns an nur wenig Exemplaren gemacht wurden, so lassen sie doch das Vorhandensein einer Reduktionsteilung bei Rhabdonema so gut wie sicher erscheinen.

Es finden sich also Parallelerscheinungen bei Konjugaten und Diatomeen. Spirogyra verhält sich analog wie Surirella, Closterium und Cosmarium wie Rhabdonema. Man wird vielleicht geneigt sein, darin ein weiteres Argument für die nahe Verwandtschaft der beiden Gruppen zu sehen. Doch dürfte das nicht ohne weiteres zulässig sein, denn in anderer Hinsicht ist das Verhalten ein grundsätzlich verschiedenes. Während nämlich bei den Konjugaten der Gametophyt durch die vegetativen Zellen bezw. Zellfäden dargestellt wird, sind die vegetativen Zellen der Diatomeen homolog dem Sporophyten. Inwieweit die 2 Typen sich voneinander herleiten, soll hier nicht näher untersucht werden, da keinerlei Anhaltspunkte vorliegen.

III. Die Synapsis.

Bekanntlich spielt in der Literatur über die Reduktionsteilung sowohl bei Tieren wie Pflanzen das Stadium der Synapsis eine große Rolle und im allgemeinen schließt man aus seinem Vorhandensein auf eine nachfolgende Reduktion der Chromosomen und mißt ihm eine wichtige Bedeutung bei für die Vereinigung väterlichen und mütterlichen Chromatins und für die Bildung der bivalenten Chromosomen. Die »étape synaptique« ist besonders von Grégoire ausgebaut und analysiert worden. Im Hinblick auf das weiter unter Mitzuteilende wird es gut sein, auf die Grégoireschen Anschauungen, die er in seiner letzten zusammenfassenden Publikation mitteilt (Grégoire. S. 234—240), etwas näher einzugehen.

Während bei somatischen Mitosen das ruhende Netz in eine Anzahl alveolärer Komplexe übergeht, die zu Chromosomen

werden, erscheinen nach Grégoire in den Prophasen der heterotypischen Teilung zahlreiche feine, meist ziemlich lange Fäden, ein Stadium, das er als Leptonema bezeichnet. Weiterhin legen sich diese dünnen Fäden im Zygonemastadium zu je zweien einander parallel und nähern sich schließlich soweit, daß die Trennungslinie verschwindet. Infolge einer Kontraktion in der Längsrichtung entstehen aus diesen Doppelfäden dicke Fäden, ein Zustand, dem Grégoire den Namen Pachynema gegeben hat. In einem folgenden Stadium, dem Strepsinema, spalten sich die Pachynemafäden wieder auf, und aus den nun wieder doppelten Fäden entstehen die diakinetischen Chromosomen. Während allen diesen Stadien tritt häufig eine Kontraktion des chromatischen Elementes der Kerne ein, so daß der ganze Kerninhalt der Wand des Kerns einseitig anliegt.

Alle diese Stadien habe ich nun in schönster Ausbildung bei Spirogyra neglecta gefunden. In Fig. 10 und 11, Taf. V sind Kerne abgebildet, die mit feinen, dünnen Fäden angefüllt sind, entsprechend dem Leptonema Grégoires. Man vergleiche damit Grégoire S. 236, Fig. 20, 21, 22 und 23 und S. 242, Fig. 35 und 38. In Fig. 12, Taf. V ist der Beginn der Parallellagerung der dünnen Fäden zu erkennen. Ein weiter vorgeschrittenes Zygonema stellt Fig. 13, Taf. V dar. Ein Vergleich dieser Abbildungen mit den Grégoireschen Fig. 24—26, S. 237 und Fig. 27, S. 238, die das betreffende Stadium für Allium fistulosum, Osmunda und Tomopteris darstellen, läßt an der Identität der Erscheinungen keinen Zweifel übrig. Das Pachynema habe ich in den Fig. 14—16, Taf. V zur Darstellung gebracht. In Fig. 14 und 15 sind die dicken Fäden sehr deutlich, in Fig. 16 bildeten sie einen so dicken Knäuel, daß sie nur z. T. einzeln erkannt werden konnten. Die typische Ausbildung dieses Stadiums bei Spirogyra tritt sehr deutlich hervor bei einem Vergleich unserer Fig. 14—16 mit den Fig. 18, 19 (S. 234), 28 (S. 238) und 36, 39 und 40 (S. 242), die bei Grégoire zur Illustration des Pachynema dienen. Auch das Endglied, das Strepsinema, fehlt nicht bei Sp. neglecta (Fig. 17, 18, 19, Taf. V). Die 2 Einzelfäden, in die die Pachynemaschlingen zerfallen, sind deutlich dicker als die Fäden des Lepto- und des Zygonema, womit man die überein-

stimmenden Fig. 35 und 37 bei Grégoire S. 242 vergleichen möge.

In weiterer Übereinstimmung mit den Grégoireschen Vorstellungen befindet sich das Vorkommen der synaptischen Kontraktion des Kerninhaltes, die ich im Zygo-, Pachy- und teilweise im Strepsinema gefunden habe (Fig. 12, 13, 14, 15, 16, 17 und 19, Taf. V).

Man wird sich somit kaum dem Eindruck verschließen können, daß Sp. neglecta recht genau dem Grégoireschen Schema der »étape synaptique« entspricht.

Eine wesentliche Verschiedenheit aber zeigt sich nun darin, daß bei Spirogyra die beschriebenen Stadien niemals im Verschmelzungskern in den Prophasen der 1. Reifungsteilung auftraten, sondern immer in den beiden in den jungen Zygoten aneinanderliegenden Gametenkernen, bevor sie verschmelzen. Diese Tatsache scheint mir von größter Wichtigkeit für die Beurteilung der Bedeutung der synaptischen Periode überhaupt. Eine Verschmelzung väterlichen und mütterlichen Chromatins, worin die meisten Autoren die Bedeutung der Synapsis sehen, kann bei Spirogyra nicht eintreten, da sie hier vor und nicht nach der Verschmelzung der Sexualkerne liegt, auf die die heterotypische Teilung folgt.

Wenn aber die synaptischen Stadien auch an anderen Stellen als in der Prophase der heterotypischen Teilung vorkommen, so müssen wir daraus schließen, daß ihre Bedeutung nicht in der Vereinigung väterlicher und mütterlicher Erbsubstanz liegen kann, sondern eine andere sein muß.

Um diesen Schluß nichtig zu machen und die Bedeutung der Synapsis für die Prophasen der heterotypischen Teilung zu retten, könnte man die von mir beobachteten Synapsisstadien als Artefakte erklären. Eine gewisse Berechtigung dazu ist vorhanden, wenn wir das folgende in Betracht ziehen. Wenn man den einen der beiden Kerne so stellt, daß der kontrahierte Zellinhalt der unteren Kernwand anliegt, so ist das auch im 2. Kern der Fall (Fig. 13—17 und 19, Taf. V). Das erweckt die Vorstellung, daß die synaptische Kontraktion einfach dadurch zustande gekommen ist, daß der Kerninhalt, der Schwere folgend, sich bei der Fixierung der unten liegenden Kernseite

anlagerte. Damit wäre aber, streng genommen, nur bewiesen, daß die synaptische Kontraktion ein Kunstprodukt ist und es wäre dadurch gar nichts darüber entschieden, ob auch die beschriebenen typischen Lepto-, Zygo-, Pachy- und Strepsinemastadien Artefakte wären. Daß die synaptischen Kontraktionen bei Sp. neglecta infolge der Fixierung entstanden sind, davon bin ich ziemlich überzeugt, daß aber auch sämtliche übrigen Strukturen der Sexualkerne Artefakte sind, dafür liegen keine Anhaltspunkte vor. Aber selbst, wenn man im Hinblick auf die kritischen Untersuchungen Lundegårds (I und II) zugeben müßte, daß sie infolge der Fixierung entstanden sind, was bewiese uns dann, daß das gleiche nicht auch für die Strukturen der synaptischen Periode in den Prophasen der heterotypischen Teilung der Fall ist?

So oder so, der Schluß erscheint unabweisbar, daß die Stadien der Synapsis sowohl für die Mischung väterlicher und mütterlicher Erbsubstanz, wie für die Bildung der bivalenten Chromosomen in der heterotypischen Teilung ohne Bedeutung sind.

Freiburg i. Br., Botan. Institut. Febr. 1911.

Figurenerklärung.

Sämtliche Figuren sind nach Hämatoxylin-Eisenalaunpräparaten gezeichnet mit der Zeißschen Immersion $^1/_{12}$ und Okular 3.

1 u. 2. Spirogyra longata, Chromosomenreduktion.

1. 10. Mai, $11^1/_2$ nachts. Erste Teilung des Verschmelzungskerns. In der obern Reihe lagen 14 Chromosomen. Die darunterliegenden nicht gezeichnet, im ganzen etwa 28.

2a u. b. 10. Mai, $11^1/_2$ nachts. Zweiter Teilungsschritt in der Zygote. Die beiden gezeichneten Mitosen gehörten derselben Zygote an. In der obern Reihe lagen je 7 Chromosomen, also bloß halb so viel wie bei der ersten Teilung in Fig. 1. Die darunter liegenden nicht gezeichnet, im ganzen etwa 14. Die Spindeln sind bloß halb so breit wie die Spindel in Fig. 1.

3—9. Spirogyra neglecta, Chromosomenreduktion.

3. 28. Mai, $11^1/_2$ nachts. Verschmelzungskern. Die Nukleolarmassen der beiden Gametenkerne sind noch deutlich voneinander getrennt.

4. 28. Mai, $11^1/_2$ nachts. Alte Zygote. Mitose des Verschmelzungskerns, Reduktionsteilung. Es sind zwölf Vierergruppen vorhanden, die alle gezeichnet sind. Es sind also 24 Chromosomen gebildet worden, die in 12 Paaren zusammenliegen. In jedem Paar ist eine Teilung eingetreten. Diese Mitose ist vergleichbar der heterotypischen Mitose der höheren Pflanzen.

5. 28. Mai, $11^1/_2$ nachts. Mitose des Verschmelzungskerns in weiter vorgerücktem Stadium als in Fig. 4. In der oberen Reihe sind je 6 dicke Chromosomen, im ganzen also wohl 12 vorhanden. Es sind also die nebeneinander liegenden Chromosomen der Paare in Fig. 4 während der Wanderung nach den Polen in eines verschmolzen.
6. 28. Mai, $11^1/_2$ nachts. Ähnliches Stadium wie in Fig. 5. In jeder Reihe liegen oben 5 dicke Chromosomen. Die Spindel ist sehr langgestreckt.
7. 28. Mai, $11^1/_2$ nachts. Mitose des zweiten Teilungsschrittes. In einer Reihe liegen 6 quergeteilte Chromosomen, die darunter liegenden sind nicht gezeichnet. Diese Mitose ist vergleichbar der homöotypischen Teilung der höheren Pflanzen.
8. 28. Mai, $11^1/_2$ nachts. Mitose des zweiten Teilungsschrittes, weiter vorgeschrittenes Stadium, als in Fig. 7. In der oberen Reihe lagen je 6 Chromosomen.
9. 28. Mai, $11^1/_2$ nachts. Wie in Fig. 8. In der oberen Reihe lagen aber bloß je 5 Chromosomen.

10—19. Spirogyra neglecta, Synapsisstadien in den beiden Gametenkernen vor der Verschmelzung.

10. Leptonemastadium. In den Kernen sind einzelne dünne Fädchen vorhanden.
11. Leptonemastadium. Die Kerne sind erfüllt von zarten, dünnen Fädchen.
12. Beginnendes Zygonemastadium. Die dünnen Leptonema-Fäden haben an einzelnen Stellen begonnen sich parallel zu legen.
13. Zygonema. Die dünnen Fäden haben sich parallel gelagert. Besonders schön im linken Kern zu sehen. Zugleich ist der ganze Kerninhalt in beiden Kernen der Wand einseitig angelagert.
14. Pachynemastadium. In den Kernen sind dicke Fäden vorhanden. In beiden Kernen liegt der Inhalt der Wand einseitig an.
15. Pachynema. Ähnlich wie in Fig. 14.
16. Pachynema. Der ganze Inhalt in beiden Kernen zu einer dichten Masse zusammengezogen, der Kernwand einseitig angelagert. Im unteren Kern waren aber in der dichten Masse doch einzelne stärker gefärbte, dicke Pachynemafäden erkennbar.

17, 18 und 19. Strepsinema. Die dicken Fäden des Pachynema werden längsgespalten. Die dadurch entstehenden Teilfäden sind dicker als im Lepto- und Zygonemastadium. Sie enthalten z. T. stärker gefärbte Körnchen (Fig. 17 und 19), die in den noch ungespaltenen Fäden in doppelter Reihe vorhanden sind (Fig. 19).

Literaturverzeichnis.

Allen, Charles, E., Die Keimung der Zygote bei Coleochaete. Ber. d. d. bot. Ges. 1905. **23**, 285. Taf. XIII.

Bary, A. de, Untersuchungen über die Familie der Conjugaten. Leipzig. 1858.

Chmielewsky, M. W. F., Matériaux pour servir à la morphologie et physiologie des procès sexuels chez les plantes inférieures. (Russisch.) Mit 3 Taf. Charkow. 1890.

Davis, B. M., Nuclear phenomena of sexual reproduction in algae. American Naturalist. 1910. **44,** 513—532.

Grégoire, V., Les cinèses de maturation dans les deux règnes. L'unité essentielle du processus méiotique. (Second mémoire.) La Cellule. 1910. **26,** 223—422.

Hertwig, O., Allgemeine Biologie. Jena. 1906.

Karsten, G. (I), Die Auxosporenbildung der Gattungen Cocconeis, Surirella und Cymatopleura. Flora. 1900. **87,** 253—281. Taf. VIII—X.

—, (II), Die Entwicklung der Zygoten von Spirogyra jugalis Ktzg. Ebenda. 1908. **99,** 1—11. Taf. I.

Klebahn, H. (I), Studien über Zygoten I. Keimung von Closterium und Cosmarium. Jahrb. f. wiss. Bot. **22,** 415.

—, (II), Beiträge zur Kenntnis der Auxosporenbildung. Ebenda. 1896. **29,** 593—664. Taf. X.

Lewis, J., The life history of Griffithsia Bornetiana. Ann. of bot. 1909. **23,** 639.

Lundegård, H. (I), Ein Beitrag zur Kritik zweier Vererbungshypothesen. Über Protoplasmastrukturen in den Wurzelmeristemzellen von Vicia Faba. Jahrb. f. wiss. Bot. 1910. **48,** 285—378. Taf. VI—VIII.

—, (II), Über Kernteilungen in den Wurzelspitzen von Allium Cepa und Vicia Faba. Svensk bot. tidskr. 1910. **4,** 174—196.

Nienburg, W., Die Oogonentwicklung bei Cystosira und Sargassum. Flora. Neue Folge. 1910. **1,** 167—180. Taf. I und II.

Oltmanns, F., Morphologie und Biologie der Algen. Jena. 1904/05.

Petit, P., Spirogyra des environs de Paris. Paris. 1880.

Strasburger, E. (I), Kernteilung und Befruchtung bei Fucus. Jahrb. f. wiss. Bot. 1897. **30,** 351—374. Taf. XVII und XVIII.

—, (II), Zur Frage eines Generationswechsels bei Phaeophyceen. Bot. Zeitg. 1906. **64**[2], 2—7.

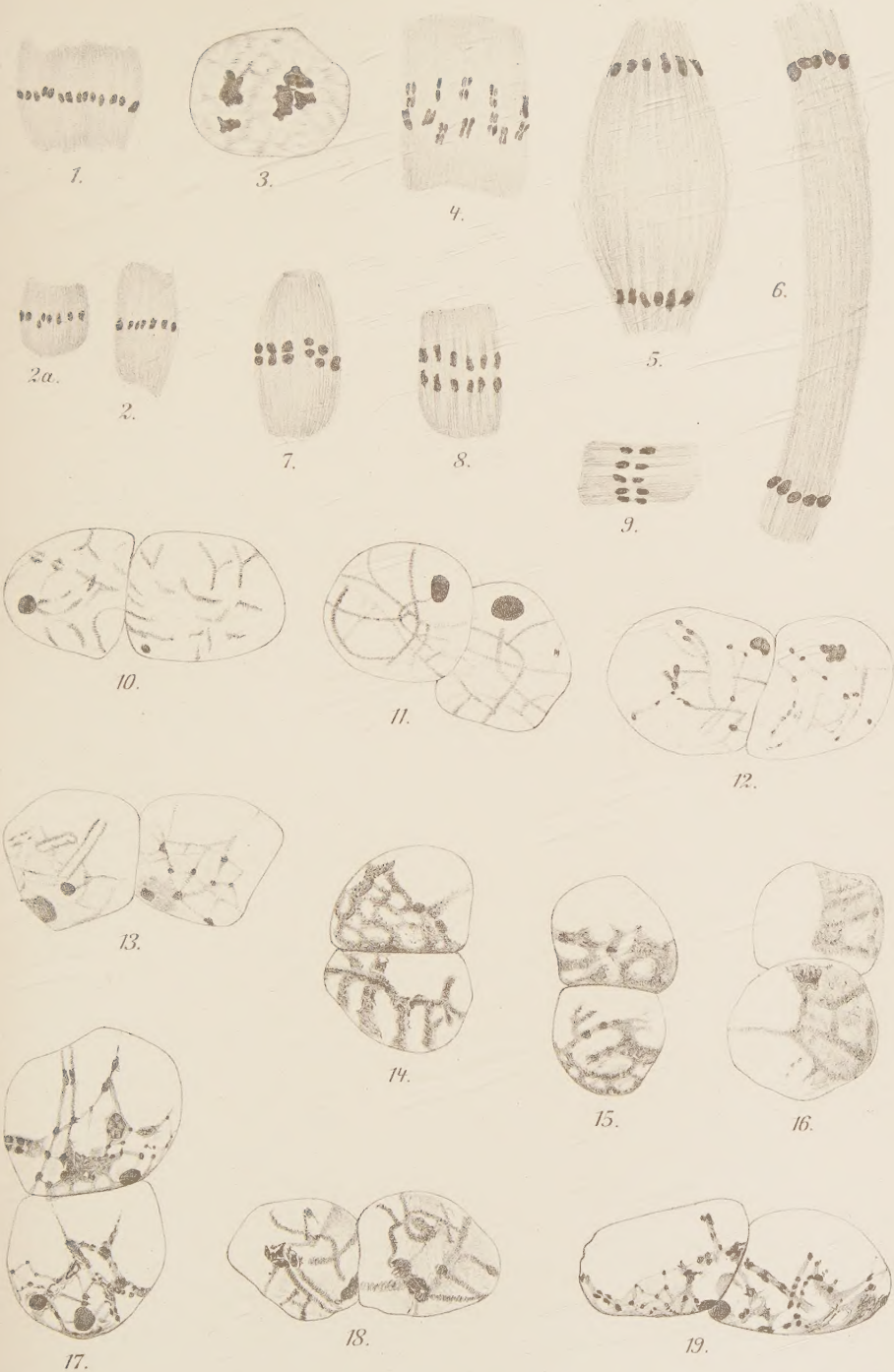
Tröndle, A., Über die Kopulation und Keimung von Spirogyra. Ebenda. 1907. **65,** 187—216. Taf. V.

Williams, J. L., Studies in the Dictyotaceae I. Ann. of bot. 1904. **18,** 141.

Wolfe, J. d., Cytological Studies on Nemalion. Ebenda. 1904. **18,** 607.

Yamanouchi, Sh. (I), Mitosis in Fucus. Bot. Gaz. 1909. **47,** 173—197. Taf. VIII—XI.

—, (II), The life history of Polysiphonia violacea. Ebenda. 1906. **42,** 401—449. Taf. XIX—XXVIII.



A. Tröndle gez.

E. Laue, Lith. Inst. Berlin.

Verlag von Gustav Fischer in Jena

Fürstlich priv. Hofbuchdruckerei (F. Mitzlaff)
Rudolstadt.